ADANSONIA, ser. 2, 16 (1) : 5-12, 1976.

ESSAIS DE TAXONOMIE SYNCRÉTIQUE
SUR UNE XÉROPHYTE REMARQUABLE DU PLATEAU MAHAFALY (MADAGASCAR) : *JOVETIA HUMILIS* GUÉDÈS (RUBIACÉES-IXORÉES)

par Jean-François LEROY

Découverte en 1910, par PERRIER DE LA BÂTHIE, dans le fourré calciphile du Sud-Ouest de Madagascar, la plante en cause est un arbrisseau ou un sous-arbrisseau microphylle, à rameaux dimorphes, parfois prostré, dont les adaptations aux rigueurs du milieu xérique et du vent sont « spectaculaires ». On en connaît à ce jour trois stations, toutes sur les calcaires éocènes du Plateau Mahafaly : colline de la Table à l'est de Tuléar, endroit non précisé du Plateau Mahafaly, environs du Cap Sainte-Marie dans l'extrême Sud.

Pour A.-M. HOMOLLE, qui en fit la première analyse, à une époque où régnait une conception large de la notion de genre, cette plante était un *Randia*, et elle la nomma *R. mahafalensis*, ce qu'atteste une détermination manuscrite portée sur l'herbier de PERRIER DE LA BÂTHIE. Par la suite, la collection s'accrut (elle est aujourd'hui de 6 numéros) mais ne fut l'objet que d'examens rapides et l'on nota, en passant, sur les herbiers, qu'il pouvait s'agir d'un *Polysphæria* (CAPURON, CAVACO) ou d'un *Ixora*. C'est, je suppose, la plante ici en cause qui est donnée comme *Gardenia* dans le livre de KOECHLIN, GUILLAUMET & MORAT (3). Les premières observations montraient donc nettement qu'on devait se trouver devant une Ixorée ou une Gardéniée plutôt singulière.

Il appartenait à Michel GUÉDÈS, qui, sur ma demande, avait bien voulu se charger de l'étude des *Ixora* malgaches, de procéder à une analyse méthodique de cette Ixorée, ce qui devait l'amener à proposer la création du très intéressant genre *Jovetia* (**1, 2**).

D'après GUÉDÈS, le *Jovetia* se définit ainsi : fleurs à corolle tordue à gauche, axillaires, solitaires, portées par les rameaux courts, dans les aisselles d'une paire de feuilles subterminales; deux bractéoles réunies en un calycule en coupe entourant la base de l'ovaire; style divisé en 2 stigmates exserts se séparant tardivement; ovaire 2-loculaire, à loges 1-ovulées, chaque ovule étant attaché à un placenta apical, à micropyle infère, est donc à peine anatrope; le fruit est une baie à 2 graines.

La diagnose du genre ne fait pas état de certains caractères de la

Source : MNHN, Paris

graine (tégument, albumen, embryon), mais l'un d'eux cependant est noté dans une diagnose spécifique (*albumen ruminatum*).

Ce genre se composerait de deux espèces : *Jovetia humilis* Guédès, à corolle jaune orangé, le type du genre, et *J. erecta* Guédès, à port érigé et corolle blanche. Selon GUÉDÈS, le *Jovetia* serait protandre (les anthères sont ouvertes et vides au moment de l'anthèse).

TAXONOMIE — Pl. 1.

D'après les analyses ci-dessus rapportées, il n'est pas évident que le *Jovetia* ne soit pas très proche du genre *Ixora*, car on connaît quelques *Ixora* à inflorescences axillaires, et de façon générale, les Ixorées offrent plusieurs cas de genres où les espèces se répartissent en deux groupes selon qu'elles ont des inflorescences terminales ou des inflorescences axillaires (*Coffea, Enterospermum*, etc.).

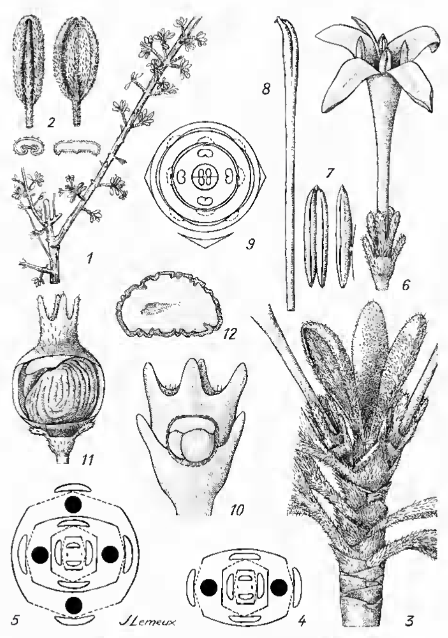
Ayant, il y a plusieurs années, contesté les fondements du genre tels qu'ils viennent d'être rapportés, et aussi l'existence de deux espèces, je suis amené à préciser aujourd'hui par écrit mon jugement. L'ovaire du *Jovetia*, d'après mes analyses du matériel même étudié par GUÉDÈS (*22556-SF* et *Humbert & Capuron 29261*) et d'autre matériel (*Humbert & Capuron 29219, Perrier 4396*), n'est pas à loges 1-ovulées, mais 1-2-ovulées. Or, le nombre d'ovules est un caractère essentiel chez les Rubiacées, et l'on sait que K. SCHUMANN (1897), bien exagérément d'ailleurs, lui subordonnait tous les autres caractères (5).

D'après la diagnose, l'embryon serait à peine anatrope (comme chez les *Ixora*), l'ovule étant attaché apicalement et à micropyle infère. De mon côté, dans les quatre dissections faites, j'ai observé l'attache apicale de l'ovule et l'existence d'un bel arille (ou placenta arilloïde) vu aussi par GUÉDÈS, mais un micropyle supère. De plus, l'albumen est abondant mais ne peut être qualifié de ruminé. C'est un albumen entier, à peine ruminé. Le style porte deux longs sillons longitudinaux dans le plan interstigmatique et se termine par 2 stigmates tordus collés l'un contre l'autre par leur surface interne papilleuse, sauf à l'extrémité où s'observent deux pointes. La graine est arillée. L'embryon est très petit, droit, à radicule supère, longue, à cotylédons plans. Après avortement de 1-3 ovules, le fruit est à (1)-2 graines bien développées, mais avec en sus 1-3 graines avortées.

Donc ovaire 2-loculaire à loges 1-2-ovulées, à micropyle supère, le *Jovetia* n'est pas du tout un *Ixora* à fleurs axillaires, ni un genre très proche du *Psilanthus*, mais il devrait plutôt se situer auprès du *Tricalysia*, ou peut-être du *Polysphæria*. Le tégument de la graine côtelé, alvéolé mais non fibrilleux, l'albumen non franchement ruminé, entre autres caractères, excluent cependant d'assimiler, l'un à l'autre, *Jovetia* et *Polysphæria*.

Le *Jovetia* est une Ixorée relativement évoluée mais taxonomiquement isolée et dont la phylogenèse ne peut encore être démêlée. D'après VERDCOURT (6) il n'y a pas d'Ixorée présentant la combinaison : loges 2-ovulées, icropyle supère; dans la sous-tribu des Cremasporinées, les ovules seraient

Source : MNHN, Paris



Pl. 1. — **Jovetia humilis** Guédès : **1**, rameau × 2/3 ; **2**, feuille, en période humide à droite, en période de sécheresse à gauche × 4; **3**, rameau court portant 2 fleurs × 8; **4**, diagramme d'une extrémité de rameau à 2 fleurs, d'après Guédès, modifié (aires circulaires en noir : fleurs); **5**, idem, mais rameau à 4 fleurs; **6**, fleur avec le calycule × 8; **7**, **8**, anthères et style × 14; **9**, diagramme d'une inflorescence, fl. à loges 2-ovulées (l'orientation des carpelles est variable et les loges peuvent être 1-ovulées); **10**, fenêtre ouverte dans une loge ovarienne montrant attachés au placenta (arille) apical 2 ovules de tailles inégales × 14; **11**, fruit ouvert avec 1 graine développée et 1 graine avortée sous le placenta (arille) × 8; **12**, graine en coupe, remplie d'albumen à peine ruminé × 12 (1-9, *Humbert 29261*; 10, *22556 SF*; 11, *Perrier 4396*; 12, *20174 SF*).

Source : MNHN, Paris

à micropyle supère, mais solitaires ; le *Jovetia* pourrait donc être le type d'une sous-tribu nouvelle.

Les deux espèces reconnues sont à mon sens des variations (non héréditaires) d'une seule espèce, mais il y a cependant une forme prostrée sur les rocailles calcaires du Cap Sainte-Marie où le vent, comme à Orangea, près de Diégo[1], est un facteur important des conditions de vie, une autre érigée (Cap Sainte-Marie, Plateau Mahafaly, la Table près de Tuléar)[2].

Je propose le statut suivant :

Jovetia humilis Guédès

— *Jovetia erecta* Guédès, Phyton **17** (1-2) : 131-135 (1975).

TYPE : *Humbert & Capuron 29261*, Cap Sainte-Marie et abords immédiats, Madagascar, fl. mars 1955 (holo-, P).

AUTRE MATÉRIEL : Madagascar (Sud-Ouest) : *Humbert & Capuron 29219 p.p.*, Cap Sainte-Marie et abords immédiats, fl. mars 1955; *Perrier 4396*, Plateau Mahafaly, fr. mûrs juin 1910; *Capuron 20174-SF*, Plateau de la Table, près Tuléar, fl. mars 1961.

On peut prendre le risque de distinguer une forme à feuilles glabres :

Jovetia humilis Guédès var. **glabra** Leroy, *var. nov.*

A typo speciei differt foliis glabris, habitu prostrato.

TYPE : *Capuron 22556 SF*, Cap Sainte-Marie et abords immédiats, fl. et fr. janv. 1963 (holo-, P).

AUTRE MATÉRIEL : *Capuron 28551 SF*, *eod. loc.*, fr. déc. 1968; *Humbert & Capuron 29219 p.p.*, *eod. loc.*

La mise en évidence de la variété *glabra* amène à poser un problème biologique intéressant, relevant de la spéciation sympatrique : la sélection se fait ici sur la base de l'intervention d'un facteur écologique bien spécial. On note dans les collections une gamme de variations relatives à toutes les parties de la plante (feuilles minuscules, fleurs anormales, etc.) et supérieure à la norme trouvée dans la variété *humilis*, comme si la variété *glabra* était en état d'« affolement » et donnait prise à un accroissement de variabilité. Quoi qu'il en soit la réplique (port prostré) à la sévérité du milieu

1. Où il existe d'ailleurs un *Rothmannia* microphylle à rameaux dimorphes assez étrange et rappelant le *Jovetia*.

2. Parmi les *Rubiaceæ* microphylles semblant endémiques du Plateau Mahafaly et de ses abords, il y a au moins 6 espèces de *Canthium* (= *Pyrostria*), *Vanguerieæ*, dont une seulement, encore inédite, récoltée au Cap Sainte-Marie et aux environs de Tuléar, est à feuillage persistant et offre le même système d'adaptation végétatif que le *Jovetia*. Les autres, à feuillage caduc, se sont adaptées de façon comparable, mais cependant assez différente. Toutes semblent calciphiles et plusieurs vivent en sympatrie, mais seulement l'une d'elles (*Canthium sarodranense* (Cavaco) Leroy **comb. nov.** = *Pyrostria sarodranensis* Cavaco, Adansonia **11** (2) : 396, 1971), remarquable par ses grosses drupes velues à 6-8 noyaux, a été décrite. Il serait d'un extrême intérêt de prendre pour sujet d'étude la physiologie écologique comparative de ces *Canthium* du Plateau Mahafaly, et aussi de tenter la recherche des lignées dont ils sont l'aboutissement.

Source : MNHN, Paris

a été trouvée, et il y aurait lieu de définir[1] les modes de reproduction, de contrôler l'hérédité des caractères, d'approfondir l'étude des rapports avec le milieu dans toute l'aire occupée par le *Jovetia*.

ÉCOLOGIE ET MORPHOLOGIE — Pl. 1.

Le développement du *J. humilis* est entièrement *monopodial*, mais soumis à un mécanisme hormonal adaptatif entraînant le dimorphisme des rameaux : rameaux longs (auxiblastes) où les entrenœuds sont de l'ordre de 0,5-1,5 cm; rameaux courts latéraux sans allongement internodal (jusqu'à 2 cm) (brachyblastes). Le rameau long, responsable de l'extension en longueur, peut d'ailleurs se transformer en rameau court et devenir fertile. Inversement, le rameau court peut se changer en rameau long. Le rameau court est, par définition, le rameau fertile[2] ; il est constitué en un premier temps de nœuds jointifs consistant chacun en une paire de feuilles dont les *bases pétiolaires* sont reliées par une lame stipulaire triangulaire-acuminée, persistante. Les feuilles sont *persistantes*, et la plante porte toujours un feuillage, mais le renouvellement des feuilles anciennes se fait assez rapidement : elles se détachent selon une couche d'abscission bien nette et la partie ancienne du rameau court se présente comme un emboîtement de cupules persistantes faites de bases pétiolaires soudées par leurs stipules. C'est là sans doute un puissant manchon protecteur utilisable contre la dessiccation et les attaques diverses, dans un milieu particulièrement dur où il ne tombe qu'à peine 500 mm de pluie par an (341 mm à Tuléar et Itampolo). Beaucoup d'espèces du Sud utilisent le même procédé et offrent un aspect comparable de plantes à rameaux courts garnis d'un bouquet de feuilles réduites vers le sommet de ceux-ci. Les rameaux longs en pleine activité se développent en s'allongeant et en se ramifiant simultanément à chaque aisselle ; d'où la présence de petits bouquets de feuilles « pédiculés » latéraux sur toute la longueur des rameaux; ainsi, dans chaque aisselle, un seul bourgeon échapperait dans un premier temps à toute dormance. Mais les rameaux longs anciens peuvent porter 3-4 rameaux courts d'âges différents dans une même aisselle, certains âgés de plusieurs années, d'autres à l'état naissant, et les rameaux courts peuvent eux-mêmes se ramifier abondamment. Chaque aisselle semble potentiellement polyblastique, et le déclenchement du développement peut porter sur les aisselles du vieux bois qui, ainsi, reprennent vie. En fait, les potentialités de développement sont conservées à l'abri du manchon protecteur des bases pétiolaires ; c'est un mécanisme physiologique accroissant la capacité de survie.

Il est d'ailleurs intéressant sous l'angle de la *taxonomie syncrétique* de relier entre eux sous une même loi d'organogenèse : l'élément du manchon (bases pétiolaires reliées par leurs stipules) constituant une sorte

1. C'est une exigence de la *taxonomie syncrétique*, déjà définie (4), et qui sera précisée dans une prochaine note.
2. Parfois le rameau fertile présente des entrenœuds ayant subi une certaine élongation.

Source : MNHN, Paris

de cupule persistante, indépendante des feuilles et la structure homologue qu'est le calycule de l'inflorescence, ayant lui aussi un rôle de protection (dans le bouton floral); le calice lui-même, enveloppant entièrement l'ovaire auquel il adhère, constitué de deux cycles télescopés, est l'homologue de deux calycules formés simultanément par accélération ontogénétique (souvent les sépales sont reliés par de petits lobes stipulaires, lesquels ont été bien vus par GUÉDÈS). Les pétales eux-mêmes portent la marque de leur même origine : ils sont une cupule à 4 lobes, mais très caduque (nouvelle adaptation)[1].

La feuille du *Jovetia humilis*, xérophyte microphylle, est aussi typique des adaptations du Sud. Le limbe est coriace, très réduit (3-10 × 1-2 mm), et porte une épaisse cuticule ventrale; seule la nervure médiane est apparente dessous (côté abaxial), le limbe a des marges épaisses et révolutées, il est oblong. En période de grande dessiccation il s'enroule longitudinalement vers l'intérieur : ainsi l'épiderme dorsal stomatique se trouve mis à l'abri : ingénieux mécanisme, extrêmement souple et peut-être d'une très grande efficacité pour le développement et la survie de la plante.

La taxonomie syncrétique poussant à déceler les fonctions, je suis amené à lier entre eux tous les caractères végétatifs et à dégager, dans son unité, l'existence d'un *système cohérent d'adaptation*. L'adaptation xérophile a porté sur l'organisation végétative dans son ensemble, laquelle comprend trois parties : la feuille d'une part, assimilatrice et *relativement* persistante; la partie longuement persistante de la feuille — cupule des bases foliaires et stipules soudées ou gaine nodale — d'autre part, non assimilatrice, mais protectrice; enfin l'axe du rameau court aux entre-nœuds sub-nuls. Un degré de plus dans l'adaptation et c'est la forme prostrée et la conquête des milieux les plus durs.

La canalisation imposée par le milieu a été très forte dans le Sud de Madagascar et de nombreuses espèces se sont engagées dans les mêmes voies d'adaptation. Il y aurait lieu de faire une analyse méthodique de cette canalisation en fonction des différences taxonomiques (différences notées précédemment dans le cas des *Canthium*).

On peut déjà, en rapport avec ces faits, énoncer deux hypothèses :

1. — étant donné que l'organisation des bases foliaires (gaines nodales) telle que nous l'avons décrite se retrouve chez de nombreuses Rubiacées de la forêt dense ombrophile, on est tenté d'admettre qu'elle est un système assez général de protection. Protection contre les prédateurs en forêt ombrophile, contre la dessiccation en milieu xérique, contre le froid en altitude et dans les pays extra-tropicaux. La découverte par la plante du rameau court — manchon persistant de bases foliaires — est une étape de l'adaptation, en milieu sec ou froid, qui permet un renforcement de protection et une économie des dépenses énergétiques. La plante a la faculté

1. Ces vues conduisent à se demander s'il n'y a pas un certain rapport entre la gamopétalie des *Rubiaceæ* et l'existence de stipules, soudées directement ou par l'intermédiaire des bases pétiolaires (gaines nodales).

Source : MNHN, Paris

de rester contractée et de se déployer (rameaux longs) aux moments favorables.

2. — le feuillage persistant peut être un avantage — exploitation photosynthétique optimale — par rapport au feuillage caduc, en milieu xérique, quand l'évapo-transpiration est faible et élevés le niveau d'humidité de l'atmosphère et celui de la luminosité — cas du Sud de Madagascar.

Il semble, d'après les notations des récolteurs, que le *J. humilis* fleurisse entre décembre et mars, c'est-à-dire en saison des pluies; les fruits mûriraient en quelques mois (avant le mois de juillet). Mais dans la variété *glabra* les fruits sont mûrs vers décembre-janvier : il ne faut pas écarter la possibilité d'une deuxième floraison en saison sèche, il y aurait alors production de deux pousses successives par an et le feuillage se renouvellerait entièrement au cours de l'année.

Notons que le rameau fertile ne porte pas nécessairement qu'une ou deux inflorescences, mais que certains en portent trois ou quatre.

Le rameau long, à longs entrenœuds, est moins bien protégé, et le développement en doit prendre place aux moments les plus favorables; il est souvent arrêté par mort accidentelle des méristèmes. Dans la forme prostrée adaptée au vent, la plante est noueuse et tortueuse : elle forme du bois qui grossit plus qu'il ne s'allonge et qui n'est qu'un support à la surface duquel les bourgeons éclosent pour donner les pousses courtes à feuilles et fleurs.

Le *Jovetia humilis*, sous la forme prostrée, est un chaméphyte typique du « fourré arbustif bas » à *Alluaudia comosa* défini par Koechlin, Guillaumet & Morat (3). Comme le soulignent ces auteurs (p. 260), « la végétation du Cap Sainte-Marie, soumise en permanence à l'action des vents violents, est constituée de plantes ligneuses rampantes, plaquées au sol, ne dépassant pas quelques décimètres de haut : il s'agit cependant d'espèces que l'on retrouvera dans le fourré, plus à l'intérieur, sous forme de petits arbres de quelques mètres de haut ».

En résumé, le *J. humilis* est une plante ligneuse assez rabougrie caractéristique des fourrés xérophiles du Sud-Ouest (plus précisément, peut-être, du Domaine du Sud dans le sens restreint défini par Koechlin, Guillaumet & Morat) auxquels elle est remarquablement adaptée par ses mécanismes de développement : dimorphisme caulinaire, microphyllie et structure de la feuille (protection du limbe, gaine nodale), prostration du port.

Bibliographie

1. Guédès, M. — *Jovetia* Guéd., a new genus in the *Rubiaceæ-Ixoreæ*, Phyton **17** (1-2) : 131-135 (1975).
2. — Intrusive hair sclereid in *Jovetia* (*Rubiaceæ*), J. Linn. Soc., Bot. **71** : 141-144 (1975).
3. Koechlin, J., Guillaumet, J.-L. & Morat, Ph. — Flore et végétation de Madagascar, Cramer (1974).
4. Leroy, J.-F. — Espèces et spéciation. Remarques à propos du *Schizolæna*, Boissiera **24** : 339-344 (1975).

Source : MNHN, Paris

5. SCHUMANN, K. — *Rubiaceæ*, *in* A. ENGLER & K. PRANTL, Die naturl. Pflanzenfamilien, IV Teil, Abt. 4 : 1-156 (1897).
6. VERDCOURT, B. — Remarks on the Classification of the *Rubiaceæ*, Bull. Jard. Bot. État **28** : 209-290 (1958).

Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E.
Laboratoire associé, n° 218, du C.N R.S.
Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum - PARIS.

Source : MNHN, Paris